



Changement climatique et limicoles en hiver.

Laurent Godet, Christophe Luczack

► To cite this version:

Laurent Godet, Christophe Luczack. Changement climatique et limicoles en hiver.. Forum des Marais Atlantiques. Manuel d'étude et de gestion des oiseaux et de leurs habitats en zones côtières., Estuarium, pp.687-704, 2012, Paroles des Marais Atlantiques. hal-00667620v2

HAL Id: hal-00667620

<https://hal.science/hal-00667620v2>

Submitted on 9 Feb 2012

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

Changement climatique et limicoles côtiers en hiver

Laurent GODET & Christophe LUCZAK

Introduction

Au cours du XX^e siècle, le changement climatique s'est traduit par une élévation globale des températures de l'air (+0,4 à 0,8°C) et des océans, une élévation du niveau marin (+10 à 20 centimètres) et un changement des régimes de précipitations (augmentation des épisodes de sécheresse sur certains points du globe, augmentation des pluies sur d'autres) (IPCC, 2001). Ce changement climatique est une conséquence de l'augmentation de la présence de gaz à effet de serre dans l'atmosphère (+35% de dioxyde de carbone, +150 % de méthane, +17 % de protoxyde d'azote sur la période 1750-2000, par exemple), aujourd'hui majoritairement attribuée aux activités humaines (combustion d'énergies fossiles et grands changements d'occupation des sols, comme, en premier, la déforestation) (IPCC 2001).

Les effets du changement climatique sur les oiseaux ont été déjà bien documentés depuis plusieurs décennies. Ils correspondent notamment à des dates de reproduction de plus en plus précoces, des changements de taille de populations ou encore des changements de distribution géographique (revue récente dans Crick, 2004 et Moller *et al.*, 2010). Puisque le réchauffement climatique est plus rapide au niveau des pôles, son impact sur les espèces arctiques, dont les aires de distribution tendent notamment à se comprimer, a été particulièrement bien étudié (Hughes, 2000).

L'essentiel des espèces de limicoles de l'hémisphère nord ont la particularité de nicher dans la toundra circumpolaire et d'hiverner sur les côtes tempérées et tropicales (Piersma & Wiersma, 1996 ; Piersma *et al.*, 1996), où elles ont tout particulièrement besoin de zones intertidales pour leur alimentation (Van de Kam *et al.*, 2004). Si l'impact du changement climatique sur leurs zones de reproduction (sub)arctiques est aujourd'hui évident (*e.g.* Rehfish & Crick, 2003), nous proposons de dresser ici une revue :

- des conséquences existantes ou supposées du changement climatique contemporain sur la distribution, la phénologie et la démographie des limicoles en période inter-nuptiale,
- des mécanismes avérés ou potentiels à l'origine des changements notés chez les limicoles en réponse au changement climatique,
- des solutions qui s'offrent à nous pour faire face à d'éventuelles conséquences négatives du changement climatique sur ces espèces.

Les limicoles face au changement climatique : patrons observés ou modélisés

Changement de distribution géographique

À l'échelle du temps géologique, on sait aujourd'hui que les changements de zones d'hivernage, de reproduction et de routes migratoires ont été largement déterminés par les variations du climat. L'exemple du Bécasseau maubèche est parfaitement illustré par Piersma (1994). L'espèce nichait il y a 10 à 15 000 ans sur une aire de distribution très restreinte, occupée par la toundra couvrant l'actuelle partie sud de la mer du Nord, et elle passait probablement l'hiver sur les estrans européens proches. À la suite du réchauffement climatique et de la fonte progressive de la calotte glaciaire recouvrant la Scandinavie, son aire de reproduction a suivi la remontée de la toundra vers le nord, mais la montée rapide des eaux marines ne lui laissant plus de zones intertidales en Europe, elle a dû hiverner en Afrique de l'Ouest. Ce n'est qu'il y a environ 8 000 ans, lorsque de grandes vasières intertidales ont commencé à se reformer, que l'hivernage d'individus a pu se mettre en place en Europe. La colonisation de la toundra canadienne, jusqu'alors trop éloignée de sites d'hivernage ouest africains, a pu se mettre progressivement en place par les individus hivernant en Europe de l'Ouest. Mais qu'en est-il des changements de distribution liés au réchauffement climatique contemporain ?

À l'échelle de la Grande-Bretagne, les changements de distribution géographique des limicoles au cours des dernières décennies ont été explorés avec précision. D'une manière générale, les limicoles hivernant en Grande-Bretagne tendent à se redistribuer depuis au moins 30 ans du sud-ouest de l'île vers le nord-est en suivant les isothermes et en se rapprochant ainsi de plus en plus de leurs zones de nidification (Rehfish & Austin, 1999 ; Austin *et al.*, 2000 ; Rehfish *et al.*, 2004 ; Austin & Rehfish, 2005). Ceci est valable pour la majorité des limicoles communs hivernant en Grande-Bretagne, qu'ils soient plutôt estuariens (Austin *et al.*, 2000 ; Austin & Rehfish, 2005) ou non strictement estuariens (Rehfish *et al.*, 2004), c'est-à-dire pouvant

s'alimenter en substrat dur (Huîtrier pie, Bécasseau violet, Tournepierre à collier) ou en milieux plus continentaux et végétalisés (Courlis cendré, Chevalier gambette). La dépendance entre le glissement de distribution et les températures est toutefois plus marquée chez les espèces de petite taille (Austin & Rehfish, 2005). Ce déplacement correspond schématiquement à une redistribution des oiseaux des estuaires aux sédiments grossiers et assez pauvres en ressources trophiques de l'ouest britannique vers les estuaires aux sédiments plus fins et plus riches en macrofaune benthique de l'est (Austin & Rehfish, 2005). D'après des scénarii d'évolution climatique aux horizons 2020 et 2080, ce mouvement vers l'est devrait se poursuivre et la Grande-Bretagne devrait perdre en conséquence les populations hivernantes d'importance internationale de plusieurs espèces dans les prochaines années, comme le grand Gravelot, le Bécasseau sanderling, le Bécasseau violet ou encore le Tournepierre à collier (Rehfish *et al.*, 2004).

À l'échelle de l'Europe du Nord-Ouest, cette redistribution vers le nord-est, correspondant à un rapprochement des oiseaux hivernants de leurs zones de reproduction, a été également montrée pour les sept espèces de limicoles estuariens les plus communs de la région en hiver (Mac Lean *et al.*, 2008). En 20 ans (1981-2000), ce déplacement a représenté une trentaine de kilomètres pour certaines espèces (Chevalier gambette, Huîtrier pie), de 75 à 89 kilomètres pour le Bécasseau variable, le Bécasseau maubèche et la Barge rousse et plus de 110 kilomètres pour le Pluvier argenté et le Courlis cendré (Mac Lean *et al.*, 2008). Par rapport aux études à l'échelle britannique, une nuance importante est toutefois apportée par MacLean *et al.* (2008) selon lesquels il y aurait une extension des aires de répartition vers le nord plutôt qu'un simple glissement. En effet, les variations d'abondance sont bien corrélées à l'évolution des températures mais ces variations sont plus marquées aux extrémités froides (*i.e.* septentrionales) des aires de distribution, et les augmentations constatées au nord ne s'accompagnent pas d'une diminution au sud. Notons toutefois que, dans leur étude, Mac Lean *et al.* (2008) ne sont pas en mesure de détecter véritablement une diminution potentielle des abondances de limicoles dans le sud de leur aire d'hivernage, puisque les sites les plus méridionaux qu'ils prennent en compte sont les sites du sud de la France. Qu'en est-il des variations d'abondance sur les sites situés aux extrémités thermiques hautes (*i.e.* très méridionaux) des limicoles, comme les sites d'Afrique de l'Ouest ?

À l'échelle de l'Eurasie, Zöckler (2002) montre lui aussi un glissement de l'aire de distribution du Combattant varié vers le nord-est ces dernières années, phénomène qu'il attribue à un probable réchauffement clima-

tique. En effet, pour cet auteur, le déclin constaté au sud-ouest ne peut pas être attribué seulement à des phénomènes locaux, car l'espèce a continué à décliner même là où ses habitats se sont maintenus ou ont été restaurés.

Enfin, cette redistribution générale des limicoles vers le nord-est peut se traduire localement par un réassemblage des communautés de limicoles en faveur des espèces d'affinités méridionales. En utilisant les données de comptages hivernaux de limicoles estuariens en France sur 33 années (Mahéo, 1977-2009), Godet *et al.* (2011) montrent que ces communautés d'oiseaux ont un indice thermique (« *Community Temperature Index* » qui est élevé pour une communauté composée d'espèces originaires de régions chaudes et bas pour une communauté composée d'espèces originaires de régions froides [Devictor *et al.*, 2008]) qui augmente de manière très rapide. Il y a donc, au moins à l'échelle spatiale de la France, une réorganisation de la communauté de limicoles illustrant les capacités d'adaptation sous l'influence (directe et/ou indirecte) de facteurs exogènes caractéristique des systèmes adaptatifs complexes (Levin, 1998 ; Frontier *et al.*, 2008 ; Levin & Lubchenco, 2008). À cette échelle géographique, aucune homéostasie/compensation n'est cependant visible (Luczak & Barnagaud, 2009).

Toutefois, la mise en évidence d'un lien entre changement de distribution et changement climatique (*i.e.* données sur le long terme, à plus de 30 ans) est plutôt indirecte car elle s'appuie sur un lien entre distribution et conditions météorologiques (*i.e.* données à court terme, à moins de 30 ans). Aussi, la correspondance entre redistributions hivernales vers l'est et climat a-t-elle été suggérée assez tôt pour le grand Gravelot qui aurait bénéficié d'hivers de plus en plus doux en Grande-Bretagne (UKCCIRG, 1996) lui permettant d'hiverner sur les sites britanniques plus orientaux et plus frais (Rehfish & Austin, 1999). Cette hypothèse est reprise par les mêmes auteurs (Rehfish *et al.*, 2004) pour expliquer la redistribution de l'ensemble des limicoles hivernants en Grande-Bretagne. Rehfish *et al.* (2004) ont, par exemple, clairement montré la corrélation entre le glissement des distributions et le changement des conditions météorologiques locales en hiver (modification des températures, des précipitations, de la vitesse du vent). Il est donc logique que ces auteurs trouvent que le glissement des distributions hivernales en Grande-Bretagne se fasse globalement en direction des aires de nidification de chaque espèce, bien que ceci soit moins clair pour le Chevalier gambette et le Courlis cendré. McLean *et al.* (2008) montrent bien que les changements interannuels d'abondance des limicoles sont positivement corrélés avec les changements locaux de température d'une année à l'autre. On sait également que l'ensemble d'une population hivernante peut se dé-

placer vers le nord à la faveur d'hivers doux ou vers le sud lors d'hivers rigoureux. Ces mouvements de balancier nord-est/sud-ouest, liés aux températures, ont été bien mis en évidence en mer des Wadden (Meltofte *et al.*, 1994). Plus au sud, on sait également que beaucoup d'Huîtres pies hivernaient dans le nord de la France lorsque les estrans de la mer des Wadden gelaient, ce qui est de moins en moins le cas aujourd'hui (Camphuysen *et al.*, 1996 ; Marzec & Luczak, 2005). Enfin, le rôle de « refuge climatique » de la baie du Mont-Saint-Michel et du littoral du nord de la France lors d'hivers froids a été, par exemple, illustré respectivement par Quénec'hdu *et al.* (1998) et Marzec & Luczak (2005).

Ces redistributions peuvent également être liées à des facteurs autres que strictement climatiques. La progression du Courlis cendré vers le nord-est de l'Écosse coïncide avec son retrait de la liste d'espèces chassables au début des années 1980 (Austin *et al.*, 2000). Par ailleurs, le déclin de l'Huître pie et du Bécasseau maubèche dans l'est de la Grande-Bretagne est concomitant à de mauvais recrutements de Coques *Cerastoderma edule* et de Macomes *Macoma balthica*, proies de ces oiseaux, depuis les années 1990 (Austin *et al.*, 2000). Le changement de qualité des eaux (Austin & *al.*, 2000) a également été suggéré comme explication, la partie sud-est de la Grande-Bretagne ayant été sujette à une augmentation des apports en matière organique (liée à l'augmentation de la population humaine) à la base de la productivité en invertébrés marins et donc en ressources trophiques pour les limicoles.

Enfin, on ne sait toujours pas si les changements de distribution des limicoles hivernants sont plutôt liés à de jeunes oiseaux qui « coloniseraient » de nouveaux sites d'hivernage alors que les individus adultes continueraient d'hiverner sur leurs sites méridionaux traditionnels, ou si l'ensemble des individus (toutes générations confondues) répondent au changement climatique en se déplaçant vers le nord-est (Austin & Rehfish, 2005 ; McLean *et al.*, 2008 ; Godet *et al.*, 2011). Notamment parce que les limicoles sont des oiseaux longévifs et fidèles à leurs sites d'hivernage (Townshend, 1985), la première hypothèse est aujourd'hui privilégiée par certains auteurs (McLean *et al.*, 2008) : lorsqu'un individu a trouvé un site d'hivernage qui lui convient, il lui serait en effet difficile d'en changer au cours de sa vie. Cela est confirmé par les observations de Gill *et al.* (2001) qui montrent cependant que ce phénomène apparaît plus complexe que supposé à l'origine. Ces auteurs ont en effet mis en évidence un « *buffer effect* » chez la Barge à queue noire *Limosa limosa islandica* : les effectifs hivernant en Grande-Bretagne ont quadruplé depuis les années 1970, mais les effectifs

occupant les sites favorables ont connu peu de changements, alors que les sites moins favorables ont connu de fortes fluctuations et notamment de fortes augmentations. Toutefois, sur ces derniers sites, les ressources alimentaires sont faibles, tout comme le taux de survie des individus y hivernant.

Changement de la phénologie de la migration et de l'hivernage

La littérature au sujet de l'impact du réchauffement climatique sur la phénologie des oiseaux est aujourd'hui particulièrement riche (voir les revues de Crick, 2004 et Moller *et al.*, 2010), mais elle porte très majoritairement sur les passereaux en période de reproduction et assez peu sur les limicoles (Anthes, 2004).

Les études relatives à ces derniers renseignent essentiellement sur les changements de dates d'arrivées printanières et les dates de première ponte. On sait, par exemple, que les dates d'arrivées sur quelques sites de nidification britanniques n'ont pas changé en une vingtaine d'années pour le Chevalier guignette (Loxton & Sparks, 1999, Jenkins & Watson, 2000) ainsi que pour l'Huîtrier pie, le Vanneau huppé et le Chevalier gambette (Jenkins & Watson, 2000), alors que le Courlis cendré tend à arriver 25 jours plus tôt sur la période 1974-1999 (Jenkins & Watson, 2000), le Petit gravelot et le Courlis corlieu respectivement 6 et 22 jours plus tôt par décade de 1950 à 1988 (Spark & Mason, 2001). Both *et al.* (2005) ont par ailleurs mis en évidence que les dates de ponte des Vanneaux huppés aux Pays-Bas dépendent en premier lieu de facteurs climatiques, plus que de changements touchant les habitats de reproduction. Il existe en revanche beaucoup moins de données sur les changements de dates d'arrivée automnale d'oiseaux (voir toutefois Sparks & Mason, 2001 ; Gilyazov & Sparks, 2002) et encore moins sur les dates de départ des sites d'hivernage et la durée des stationnements hivernaux. L'étude de Spark & Mason (2004) sur sept espèces de limicoles hivernant sur un site de Grande-Bretagne montre qu'il n'y a pas de changement notable de la durée de leur séjour hivernal, excepté pour la Bécassine sourde qui tend à séjourner en moyenne six jours de moins par décade sur la période 1966-2001. Enfin, Anthes (2004) montre que sur quatre sites d'étude d'Europe centrale, les Chevaliers aboyeur, arlequin et sylvain tendent à arriver plus tard en automne et à partir plus tôt au printemps de leurs sites d'hivernage sur une période s'étalant de 1966 à 2002. Les dates d'arrivée automnale sur les sites d'hivernage de ces espèces sont liées principalement aux conditions climatiques sur les sites de nidification et au succès de reproduction, alors que les dates de départ printanier sont liées aux conditions climatiques locales et à l'Oscillation Nord-Atlantique (Anthes, 2004).

Changements démographiques

Est-ce que le changement climatique influe sur la démographie des limicoles ? Cette question reste encore en suspens aujourd'hui et est très peu étudiée (Crick, 2004). Plusieurs auteurs sont sceptiques sur le lien potentiel qui pourrait exister entre les deux et soulignent la difficulté qu'il y aurait à le démontrer. Pour Piersma & Lindström (2004), au cours des cinquante dernières années, il n'y a aucun cas – à leur connaissance – où des changements démographiques de limicoles puissent être attribués au changement climatique. Les variations d'abondance, et particulièrement les déclin de populations de limicoles, seraient plutôt liés à l'impact direct des activités humaines (Piersma & Lindström, 2004) ou encore à certains de leurs traits d'histoire de vie. En effet, quatre grands faits caractérisent les limicoles actuellement en déclin :

- nicher en prairie humide en Europe,
- se reproduire dans les zones sèches d'Asie de l'ouest et du bassin méditerranéen,
- hiverner en Afrique de l'Ouest (certaines populations uniquement),
- de dépendre fortement de la mer des Wadden comme escale migratoire (Stroud *et al.*, 2004 in Piersma & Lindström, 2004).

À l'échelle du temps géologique, on a pourtant quelques éléments concernant l'influence des variations climatiques sur la démographie des limicoles, principalement en fonction des périodes de glaciation et de déglaciation. Les analyses génétiques réalisées depuis maintenant près de 20 ans sur le Bécasseau maubèche (Baker *et al.*, 1994), et le Tournepierre à collier (Wenink *et al.*, 1994) ont montré une très faible variation génétique des différentes populations nicheuses, révélant ainsi des étranglements démographiques très marqués, qui ont conduit des espèces au bord de l'extinction lors de certains épisodes glaciaires. Par exemple, la population mondiale de Bécasseaux maubèches n'aurait été composée que d'une centaine de femelles il y a environ 10 000 ans (Baker *et al.*, 1994). Mais qu'en est-il au cours des dernières années ?

De manière indirecte, puisque le réchauffement climatique conduit à des changements de distribution, on peut également concevoir qu'il se traduise par l'extinction locale de certaines populations. Zöckler (2002) s'interroge, par exemple, sur le Combattant varié : a-t-on affaire à une simple extension géographique vers le nord-est ou à des extinctions locales au sud, voire à une diminution de l'ensemble de la population eurasiatique ? Le Combattant aurait décliné fortement dans la partie méridionale de son

aire d'hivernage (en lien avec l'augmentation des sécheresses dans ses quartiers d'hiver africains) et de son aire de reproduction (comme en Finlande, Danemark, Pays-Bas ou encore Allemagne).

À notre connaissance, Van de Pol *et al.* (2010), à travers l'exemple d'une population néerlandaise d'Huîtres pies, sont parmi les seuls à établir un lien direct entre réchauffement climatique et dynamique de la population d'un limicole en période d'hivernage mais aussi de reproduction. Les auteurs montrent, par une approche modélisatrice, qu'avec l'augmentation du réchauffement climatique hivernal et la diminution des variations interannuelles de température hivernale, la population d'huîtres sera plus persistante car l'augmentation de la survie des adultes compensera la perte de fécondité.

À l'origine de la réaction des limicoles face au changement climatique : mécanismes explicatifs directs et indirects

Nous proposons ici de distinguer les « mécanismes » pouvant expliquer directement ou indirectement le fait que les limicoles réagissent au réchauffement climatique. Nous présentons deux mécanismes indirects tout d'abord : la modification des habitats intertidaux (en quantité et en qualité) et le changement d'abondance et de distribution de la ressource trophique et un mécanisme direct ensuite, lié à l'influence du climat sur la physiologie des limicoles.

Modification quantitative et qualitative des habitats intertidaux

La capacité d'accueil d'un site littoral pour les limicoles en halte migratoire et en hivernage est très fortement liée aux surfaces intertidales dont le site dispose. Goss-Custard & Moser (1988) ont, par exemple, montré une diminution significative des abondances de Bécasseau variable sur des sites méridionaux de la Grande-Bretagne, en lien avec la diminution des surfaces de slikkes colonisées progressivement par un schorre à *Spartina anglica*. Les changements de surfaces intertidales liées à la montée du niveau marin devraient donc avoir une influence notable sur les limicoles.

Le réchauffement climatique conduit à une élévation du niveau marin, principalement induit par la dilatation de l'eau de mer et par la fonte des calottes glaciaires (Duplessy & Morel, 1990). Toutefois, de par des différences d'apports sédimentaires, la pente de l'avant-côte ou encore les mécanismes de compensation isostatique, la montée globale des eaux marines à l'échelle globale peut se traduire par des phénomènes de transgression

(avancée de la mer au-delà de ses limites passées) comme de régression (retrait de la mer en deçà de ses limites passées) à l'échelle régionale et locale (Curry, 1964 ; Pirazzoli, 1976 ; Paskoff, 2003). La présence de structures anthropiques telles que des digues de mer sur la ligne de rivage contemporaine (Galbraith *et al.*, 2002), la géomorphologie, la nature et l'utilisation par l'Homme des habitats en arrière de cette ligne (par exemple, polders habités ou voués à l'agriculture *versus* marais maritimes inondables) vont également conditionner de possibles transgressions marines à des échelles locales (Rehfish & Austin, 2006, Finlayson *et al.*, 2006).

On comprend donc tout naturellement que les superficies intertidales (de slikke comme de schorre) dont dépendent les limicoles pour leurs haltes migratoires et leurs stationnement hivernaux vont grandement varier. Les temps d'exondation des zones intertidales, et donc leur accessibilité par les limicoles, devraient, par ailleurs, diminuer (Durell *et al.*, 2006 ; Finlayson *et al.*, 2006). Toutefois, il est très difficile de dresser une évaluation globale de la perte ou du gain de surfaces intertidales tant les conditions aux échelles locales peuvent varier. Par exemple, Durell *et al.* (2006) montrent que la réduction du temps d'exondation peut être compensée par le gain de superficies de certains habitats favorables aux limicoles (érosion des prairies à Spartines dans leur exemple en Grande-Bretagne). L'exemple des schorres montre également la complexité du phénomène. Avec la montée du niveau marin, ces habitats de haut estran végétalisé, assurant localement des fonctions de reposoirs de marée haute pour les limicoles, peuvent soit se maintenir s'ils ont la possibilité de « migrer » vers l'intérieur de terres ou si l'apport en sédiments leur permet de se maintenir par une accréation sédimentaire, soit régresser si des structures les empêchent de migrer ou si l'apport sédimentaire ne leur permet pas de se maintenir (Hughes, 2004). Les schorres les plus vulnérables sont donc ceux qui sont situés dans des zones à apport sédimentaire relativement faible et appuyés contre des modelés, reliefs ou des structures anthropiques les empêchant de migrer. L'équivalent fonctionnel des schorres en domaine tropical, à savoir certaines mangroves, qui peuvent également constituer des reposoirs importants pour les limicoles en Afrique de l'Ouest (comme c'est le cas sur l'archipel des Bijagos [Van de Kam *et al.*, 2004]), pourraient également décliner en réponse au réchauffement climatique (Finlayson *et al.*, 2006). Les zones humides littorales d'eau douce, tout particulièrement en domaine tropical, devraient également régresser par suite de la montée du niveau marin (Finlayson *et al.*, 2006).

Quelques auteurs ont effectué des quantifications de perte nette d'habitats côtiers pour les limicoles. Galbraith *et al.* (2002) prévoient une

diminution des zones intertidales des États-Unis de 20 à 70 % de leur surface d'ici 2100, ce qui devrait avoir un impact considérable sur la distribution des limicoles en halte migratoire et en hivernage à l'échelle de l'Amérique du Nord. Sur les côtes de Louisiane, une élévation du niveau marin de 1 millimètre à 2 centimètres par an au long du XX^e siècle a conduit à la disparition de 73 km² de zones humides littorales (Kennish, 2002).

Au-delà de la quantité d'habitats intertidaux, leur qualité est également amenée à changer. L'étude la plus approfondie en lien avec les limicoles est probablement celle proposée par Austin & Rehfish (2003). Sur l'exemple de deux estuaires britanniques, la modélisation de l'impact potentiel de l'élévation du niveau marin démontre un effet en cascade partant d'un changement de la géomorphologie des estuaires (estuaires de plus en plus ouverts), conduisant à un changement de la granulométrie de leurs domaines intertidaux de substrat meuble (sédiments de plus en plus grossiers), puis à un changement de la macrofaune benthique et, *in fine*, de l'abondance et de la fréquentation par les limicoles. S'appuyant principalement sur les liens existant entre granulométrie du sédiment, composition macrofaunique et abondance de limicoles (Yates *et al.*, 1993), Austin & Rehfish (2003) montrent que le basculement d'un système d'estuaire plutôt fermé et vaseux à celui d'un système ouvert et sableux devrait conduire à une diminution des abondances de Bécasseau variable et de Chevalier gambette (appréciant les sédiments vaseux) et une augmentation des Huîtres pies (préférant les estrans plus sableux). D'après ces auteurs, si les changements sont suffisamment importants pour permettre une diminution des densités d'oiseaux liée à l'augmentation de la superficie des estuaires, les nouvelles surfaces estuariennes gagnées compenseraient plus que proportionnellement les dégradations potentielles d'habitats ; des abondances d'oiseaux toujours importantes pourraient donc encore être accueillies dans ces estuaires.

Le changement de la qualité et de la quantité des habitats estuariens causé par le changement climatique est donc très probable et aura des conséquences sur les limicoles. Toutefois, on peut également s'interroger sur des rétro-effets des changements de distribution et d'abondance des limicoles sur les habitats estuariens (McLusky & Elliott, 2004). En effet, les limicoles sont parmi les principaux consommateurs du macrozoobenthos en système estuarien et on imagine, qu'à l'instar de toute espèce commune (Gaston & Fuller, 2008), les variations de leur abondance et de leur distribution auront des impacts considérables sur le fonctionnement des milieux qu'ils fréquentent (Godet *et al.*, 2011), impacts très difficiles à anticiper dans ces écosystèmes, complexes par définition (Frontier *et al.*, 2008).

Modification de la ressource trophique et de son accessibilité

Plusieurs auteurs s'accordent à penser que le réchauffement climatique conduira à des diminutions des stocks de proies pour les limicoles. Les conséquences néfastes de l'acidification des océans (liée au réchauffement global) sur les mollusques, qui restent un groupe taxonomique important dans le régime alimentaire de beaucoup de limicoles, sont aujourd'hui bien documentées (voir Guinotte & Fabry, 2008 pour une revue récente). Lawrence & Soane (2004) prévoient également une baisse générale de la fécondité et du recrutement des invertébrés, qui développent leurs gamètes en hiver et pondent au printemps en zone tempérée, ceci en lien avec une désynchronisation des cycles photopériodiques et de température qui conditionnent le développement des hormones gonadotrophiques et de ponte chez ces espèces. Freitas *et al.* (2007), par une approche fondée sur les réseaux trophiques et les sensibilités thermiques de chacun des groupes trophiques étudiés, concluent également à une baisse des stocks de bivalves en domaine côtier, et donc d'une part importante des stocks de proies pour les limicoles. Puisque les crustacés qu'ils étudient (Crabe vert et Crevette grise) sont des prédateurs de naissain de bivalves, et qu'ils sont moins sensibles aux variations de température que leurs proies, les taux de prédation devraient augmenter sur les bivalves et leurs stocks diminuer. Ce phénomène a été mis en évidence en mer du Nord par Lindley *et al.* (2010). Bien que plusieurs espèces de limicoles s'alimentent plus ou moins exclusivement en substrat dur, Kendall *et al.* (2004) sont parmi les seuls à s'intéresser aux impacts potentiels du changement climatique sur les communautés d'invertébrés de substrat dur pour les limicoles. Ces auteurs montrent encore que s'il doit y avoir (ou qu'il y a déjà – voir les résultats du projet MARCLIM, <http://www.mba.ac.uk/marclim/>) des changements de distribution latitudinaux d'espèces, ils auront peu d'impacts lorsqu'une espèce sera remplacée par une autre espèce proche (exemple de *Patella vulgata* remplacée par *Patella depressa* en Grande-Bretagne). L'impact probablement le plus important sera dû à la diminution de l'abondance et de la productivité des algues brunes qui affectera certainement le Tournepierre à collier, qui s'alimente dans les ceintures algales vivantes ou échouées dans les laisses de mer (Kendall *et al.*, 2004).

Concernant l'impact de l'élévation du niveau marin sur la faune benthique, Kendall *et al.* (2004) notent que là où la topographie (et la présence ou non de structures comme des digues de mer) le permettra, les communautés vont simplement migrer vers de plus hauts niveaux bathymétriques et il y aura peu d'impacts sur les limicoles. En substrat meuble, Beukema (2002) estime que l'élévation du niveau marin devrait tendre globale-

ment à augmenter l'abondance du macrozoobenthos dans les sites où les niveaux bathymétriques sont plutôt élevés, et diminuer ces abondances dans les zones les plus basses. L'auteur se fonde sur les relations entre, d'une part, abondance, biomasse et richesse benthique et, d'autre part, bathymétrie. Abondance, biomasse et richesse en macrozoobenthos suivent une courbe en cloche en fonction d'une bathymétrie décroissante (très faible en haut estran, maximale autour de la mi-marée puis faible en bas estran). L'auteur précise toutefois que cette évolution est à attendre dans la mesure où l'élévation du niveau marin n'est pas contrebalancée par une sédimentation.

Enfin, au-delà des variations d'abondance et de distribution latitudinales et bathymétriques de la macrofaune, son accessibilité devrait également varier, mais plus en lien avec les changements météorologiques induits par le réchauffement climatique (précipitations et températures surtout). Le benthos intertidal endogé tend à être en effet plus accessible pour les limicoles lors de conditions de températures douces (profondeur d'enfouissement moindre) et, surtout pour les espèces chassant à vue comme les pluviers et gravelots, lorsque les précipitations sont nulles ou faibles (Pienkowski, 1981, 1983 ; Selman & Goss-Custard, 1988). Pour Rehfish *et al.* (2004), le déclin du grand Gravelot, du Vanneau huppé, du Courlis cendré, du Chevalier gambette et du Tournepierre en Grande-Bretagne peut être ainsi attribué à l'augmentation générale des précipitations. En se basant sur l'impact des hivers doux sur la zone intertidale de la mer des Wadden de 1969 à 1991, Beukema (1992) expose les conséquences potentielles sur la macrofaune d'un réchauffement climatique : les effets positifs sont une richesse spécifique et une abondance plus importante, mais les effets négatifs ne sont pas négligeables pour les limicoles et concernent une perte de masse des bivalves et une réussite de reproduction plus faible l'été suivant un hiver doux pour ces derniers. Rehfish *et al.* (2004) expliquent cependant que les températures semblent d'une manière générale moins influencer sur l'abondance des oiseaux s'alimentant en substrat dur (Tournepierre à collier, Bécasseau violet et Huîtrier pie) que ceux s'alimentant en substrat meuble, car la ressource trophique disponible en substrat dur reste accessible même par grand froid (ce qui explique notamment la présence hivernale aussi nordique du Bécasseau violet - Strann *et al.*, 2006).

Effets directs sur la physiologie des limicoles

L'impact de la température, du vent, des précipitations ou encore des radiations solaires sur la physiologie des limicoles a été exploré de longue date (*e.g.* Piersma, 1994 ; Wiersma & Piersma, 1994 ; Piersma & Morrison, 1997).

Les limicoles sont très sensibles au froid, particulièrement au grand froid. Des mortalités importantes peuvent survenir lors des hivers les plus rigoureux, comme cela a été montré chez l'Huîtrier pie (Camphyusen *et al.* 1996) ou le Chevalier gambette (Mitchell *et al.*, 2000). D'une manière générale, le fait que les plus grosses espèces de limicoles (Huîtrier pie, Barge rousse ou encore Courlis cendré) se déplacent moins vers l'ouest lors d'hivers rigoureux que les petites espèces (bécasseaux *Calidris* spp.) peut s'expliquer par une sensibilité au froid moindre des grandes espèces (Austin & Rehfish, 2005). Le Bécasseau variable est contraint de se décaler à l'ouest lors d'hivers rigoureux ; des hivers doux permettent donc logiquement à ces espèces d'augmenter en Grande-Bretagne (Rehfish *et al.*, 2004). En outre, les grandes espèces sont également plus capables d'attraper des proies moins accessibles lorsqu'il fait froid (Pienkowski, 1981). Pour ces dernières, c'est principalement la diminution de l'accessibilité aux ressources alimentaires qui provoque les déplacements vers le sud-ouest lors d'hivers rigoureux (Zwarts, 1996).

L'influence du vent est probablement un peu plus complexe à interpréter. En Grande-Bretagne, le nombre d'Huîtriers pies et de Bécasseaux violets tend à être plus élevé lorsque les vents sont faibles alors qu'il en va à l'inverse pour le grand Gravelot, le Courlis cendré, le Tournepierre à collier. Enfin, l'abondance du Chevalier gambette est liée à une combinaison complexe de vent et de température (Rehfish *et al.*, 2004).

Mesures de conservation

Nous explorons ici les mesures de conservation *lato sensu*, qui ont été mises en place ou proposées pour faire face aux conséquences *a priori* néfastes du changement climatique sur les limicoles et leurs habitats côtiers.

Permettre le développement de nouvelles zones intertidales

Depuis maintenant une vingtaine d'années, on assiste en Europe de l'Ouest à une politique de rétrocession de polders à la mer, redonnant donc littéralement des terres à la mer (que l'on appelle « dépoldérisation », « rées-tuarisation », « remarinisation », ou tout simplement « remise en eau » [Goeldner-Gianella, 2007]). Il s'agit d'un processus permettant le développement de nouvelles zones intertidales. La moitié de la quarantaine de dépoldérisations effectuées en Europe a été réalisée en Grande-Bretagne et, au total, ces entreprises ne couvraient encore que 6 000 hectares en 2007, soient 1 % de la surface de l'ensemble des polders d'Europe du Nord-Ouest

(Goeldner-Gianella, 2007). L'essentiel des politiques de dépoldérisation a une visée environnementale cherchant à retrouver des écosystèmes littoraux en contact direct avec la mer. La dépoldérisation s'accompagne soit d'une non-intervention permettant la recolonisation spontanée de la mosaïque d'habitats littoraux le long d'un gradient bathymétrique, soit de la mise en place de procédés de génie écologique censés améliorer et accélérer le retour à la mer (creusement de chenaux, plantations, reprofilages topographiques, etc. [Goeldner-Gianella, 2007]). La politique de dépoldérisation peut donc être vue comme une compensation des pertes d'habitats dues au réchauffement climatique ou dues à leur destruction directe par les activités humaines (Atkinson *et al.*, 2004).

Les effets de cette dépoldérisation sur les limicoles ont été explorés par Atkinson *et al.* (2004) sur deux estuaires britanniques (Tollesbury et Orplands, dans l'Essex). Une recolonisation progressive de la faune benthique s'est faite pendant cinq années et la recolonisation par les limicoles a été assez contrastée selon les espèces. Le Bécasseau variable et le Chevalier gambette ont recolonisé la zone deux années après sa remise en eau, le Bécasseau maubèche seulement après quatre à cinq ans, en réaction à la recolonisation de sa proie de prédilection (*Macoma balthica*), alors que l'Huîtrier pie n'avait toujours pas recolonisé après cinq années. D'après Atkinson *et al.* (2004) si les dépoldérisations sont efficaces ponctuellement, elles ne sont pas la panacée : même après plusieurs décennies après leurs remises en eau, on ne retrouvera pas encore la même biodiversité que sur des estrans naturels.

Pragmatisme et réaction en aval plus qu'en amont face aux crises environnementales ont conduit également les Nord-Américains à développer des mesures de génie écologique assez lourdes pour recréer des zones humides littorales incluant des zones intertidales. Zedler *et al.* (2001) et Zedler (2004) donnent ainsi l'exemple du vaste programme de restauration écologique des schorres de l'estuaire de Tijuana (Californie), incluant replantation de végétation halophyte, contrôle des processus de sédimentation, etc. Zedler *et al.* (2001) concluent toutefois que lorsque la biodiversité d'un écosystème littoral est perdue, sa restauration reste très difficile de par les changements environnementaux et la perturbation de processus d'interactions entre espèces qui ont pu intervenir.

Pour d'autres auteurs, au-delà de la politique de dépoldérisation, il faudrait également permettre à la mer de progresser sur les terres dans le contexte actuel de montée du niveau marin (Rehfish & Austin, 2006). Les digues de mer ou encore les reliefs bloquant une possible transgression pour-

raient être localement supprimés. Une telle politique est toutefois un peu utopiste sur des littoraux européens très peuplés et très exploités, et, d'un point de vue purement environnemental, une telle politique serait également incompatible avec l'importance fondamentale de conservation des zones humides littorales dulçaquicoles (Lee, 2001).

Mesures de gestion adaptative face aux changements globaux

Les réseaux d'aires protégées sont une des pierres angulaires de la conservation de la biodiversité à l'échelle mondiale. Pour les limicoles, l'importance de la mise en place d'aires protégées fonctionnant en un réseau cohérent adapté aux routes migratoires a été soulignée assez tôt. En France, il faut souligner l'action de quelques naturalistes et agronomes (particulièrement le groupe MAR comprenant notamment Christian Jouannin, François Hüe ou encore Michel Brosselin) qui ont agi pour la protection d'un réseau international de marais maritimes de l'Atlantique européen afin d'assurer la conservation des oiseaux d'eau. Toutefois, face aux changements globaux (climatiques mais aussi d'occupation du sol à large échelle spatiale), les mesures de conservation fixes dans le temps et l'espace perdent peu à peu de leur pertinence. Puisque que les limicoles, comme beaucoup d'autres espèces (Parmesan & Yohe 2003), voient leur aires de distribution se déplacer, les réseaux d'aires protégées contemporains ne seront probablement plus à même de protéger la biodiversité de demain. Il convient donc de mettre en place une gestion adaptative permettant à ces aires protégées d'être déplacées sur les sites qui seront favorables aux espèces et habitats à protéger du futur (Hole *et al.*, 2011).

Boere & Taylor (2004) soulignent que parmi les mesures législatives et les politiques publiques, presque tout reste à mettre en œuvre pour être à même de faire face aux conséquences du changement climatique sur les oiseaux d'eau. Toutefois, la grande force de la protection des oiseaux d'eau est le fonctionnement en réseaux internationaux. Boere & Taylor (2004) préconisent ainsi plusieurs mesures :

- mettre en place une gestion adaptative pour permettre une non-perte d'habitats et de populations et conserver un réseau d'espaces protégés cohérent,
- insérer la notion de changement climatique dans les conventions internationales existantes, en utilisant, par exemple, la méthodologie Natura 2000 pour créer de nouvelles réserves destinées spécifiquement aux pertes liées au changement climatique,

- appliquer les principes des « taxes carbone » pour que les pays qui ne peuvent pas créer de nouveaux espaces en réserve contribuent financièrement à la création de réserves dans d'autres pays.

Amélioration des connaissances scientifiques

Beaucoup de points restent à éclaircir pour être en mesure de faire face au changement climatique et à ses impacts sur les limicoles. Finlayson *et al.* (2006) en notent cinq principaux :

- développer les connaissances sur les zones humides, leur état et leurs conditions hydrologiques,
- mieux comprendre les réponses des zones humides et des espèces qui y sont inféodées aux changements climatiques et à d'autres pressions,
- acquérir des données et développer des modèles sur la distribution géographique des espèces en réponse aux changements climatiques,
- développer des modèles incluant l'impact des pressions anthropiques sur l'utilisation de l'eau et des sols pour prévoir des scénarii réalistes du devenir des zones humides,
- développer des indicateurs mesurant l'effet de l'adaptation et du développement de mesures compensatoires face au changement climatique.

Pour Norris *et al.* (2004), il convient d'abord d'être en mesure de mieux connaître les mécanismes à large échelle spatiale. Ceci nécessite de développer les connaissances sur quelques espèces modèles (qui sont bien suivies sur le long terme, dont l'écologie est bien connue, dont beaucoup d'individus sont déjà marqués pour pouvoir estimer correctement la fitness et les patrons de dispersion) et quelques processus modèles, comme les perturbations affectant la distribution de populations. Ensuite Norris *et al.* (2004) préconisent de coupler les modèles physiques et écologiques, ce qui est fondamental pour comprendre comment les communautés d'invertébrés marins (en tant que proies pour les limicoles) vont fluctuer en réponse au changement climatique.

Conclusion

Les impacts du changement climatique sur les limicoles hivernants commencent à être de mieux en mieux documentés. Le point le mieux étudié est probablement le changement de leurs distributions hivernales au cours des dernières décennies. Il correspond à un glissement (ou un étirement) vers le nord des aires d'hivernage, qui conduit à un réassemblage des communautés de limicoles à des échelles locales. Les changements de la phénologie de

leur migration et de leur hivernage sont en revanche moins bien documentés, mais un raccourcissement des stationnements sur les sites d'hivernage est observé. Toutefois, les mécanismes à l'origine de ces changements restent encore difficiles à expliquer, tant les effets potentiels directs et indirects du changement climatique sur les limicoles sont nombreux et différents selon les échelles spatiales et temporelles auxquelles on les étudie. Des effets abrupts et « en cascade » du réchauffement global, sur les habitats et la ressource trophique (comme ceux montrés pour d'autres espèces d'oiseaux [Luczak *et al.* 2011]) sont très probables mais il reste à les étudier dans le détail. Le changement de la superficie et de l'accessibilité des domaines intertidaux devrait ainsi avoir une influence considérable, ainsi que l'abondance et l'accessibilité de la macrofaune benthique, nourriture des limicoles. En outre, on ne sait pas si les changements de distribution et de phénologie sont dus à des changements individuels (relevant plutôt d'une plasticité phénotypique) ou à des changements générationnels (relevant plutôt d'un processus d'adaptation).

La question des bénéfices ou inconvénients que les limicoles sont susceptibles de tirer du changement climatique reste sans réponse. Il n'y a, par exemple, presque aucune étude (hormis Van de Pol *et al.*, 2011) liant changement climatique récent et démographie des limicoles. À l'échelle de la Grande-Bretagne, la redistribution des limicoles vers des estuaires plus riches en nourriture leur serait favorable. On imagine également un effet positif induit par le raccourcissement de leur route migratoire puisqu'ils tendent à hiverner de plus en plus près de leurs zones de reproduction. Toutefois, il faudrait également prendre en compte la très probable remontée vers le nord de leurs sites de reproduction pour savoir si le bilan tend vers un réel raccourcissement de la route migratoire. Enfin, les radoucissements hivernaux devraient également être bénéfiques aux limicoles, tout particulièrement les petites espèces, car les taux de mortalité hivernale devraient décroître. Jusqu'à présent, les tendances d'évolution démographique des limicoles ont été plutôt expliquées par des facteurs locaux (perturbation d'habitats estuariens, pressions anthropiques sur le littoral, etc.) et certains traits d'histoire de vie de ces espèces.

Il reste encore de nombreux points à explorer aujourd'hui pour mieux comprendre l'influence des changements globaux sur les limicoles en hiver. On constate premièrement un très net déséquilibre des connaissances selon les régions, avec la majorité des résultats provenant des estuaires britanniques, et, dans une moindre mesure d'Europe du Nord-Ouest (rives de la Manche et de la mer du Nord). Les études que permettent les jeux de don-

nées comme l'International Waterbird Census, en place depuis plusieurs décennies, devraient conduire à plus d'analyses à l'échelle de la route migratoire est-atlantique dans son ensemble. Il est en outre regrettable de ne trouver pour ainsi dire que des études centrées sur les espèces et pas ou peu d'approches à l'échelle des communautés. Les très larges échelles temporelles sont également à explorer beaucoup plus en profondeur. Pour des espèces aussi longévives que les limicoles, les études sur deux décennies sont souvent trop courtes pour détecter des changements, comme des modifications de routes migratoires, de sites d'hivernage et de reproduction ou même des changements démographiques directement liés au changement climatique contemporain. La phylogéographie, et, d'une manière générale la biogéographie historique, devraient apporter beaucoup d'éléments sur l'influence de l'évolution du climat passé pour comprendre celle du climat contemporain et se risquer à envisager des pistes de scénarii futurs.